

Table 1. Visual acuity of treeshrews tested by different authors

	This work	Schäfer (1969)	Ordy and Samorajski (1968)
Visual acuity (minutes of arc)	8 · 6	6 · 8	0 · 5 to 1 · 5
Apparatus	Two-alternative choice apparatus	Two-alternative choice apparatus	Two-alternative choice apparatus
Method	With reward, no punishment	With reward, with punishment (sudden noise)	With reward, a „non-correction method of training“

rank of a primate is, the longer its ontogeny takes. Tupaia, that independently leave their nest some 12 days after their eyes opened need a good visual acuity at that time to find their way through the environment, to catch small insects and to recognize dangers. The later an animal reaches independence, the less urgent is the need for rapid development of visual acuity. A human child, for example, only reaches the efficiency of an adult at an age of five years (BOOTHE et al. 1985).

In comparing the values for visual acuity between treeshrews and primates (Tab. 2), the primates show a better visual acuity than the measured acuity of tupaia (about 9 minutes of arc).

Table 2. Visual acuity of treeshrews and some primates

Treeshrews this work, other data from FOBES and KING (1982)

Species	Visual acuity (minutes)
Treeshrews	8 · 6
Common marmosets	0 · 5 to 1 · 5
Cebus monkeys	0 · 95
Squirrel monkeys	0 · 86
Olive baboons	≤ 2 · 0
Pig-tailed macaques	3 · 4
Rhesus monkeys	0 · 65
Chimpanzees	0 · 47
Human beings	0 · 65

Acknowledgements

Thanks are due to Dr. S. K. BEARDER, Anthropology Section, Oxford, and to Prof. Dr. B. BENSON for checking the English style and for critical reading of an earlier version of this manuscript, to Prof. Dr. H. SPRANKEL, Department of Neuropathology, Gießen, for providing two pairs of *Tupaia belangeri* for founding the breeding stock of our University, to Dipl.-Ing. (FH) H. OSTER, IBM Deutschland, for making the stripe patterns, to W. KUTTRITZ, Th. PLÖTTNER and G. TOLKMITT for assisting in constructing the apparatus for the experiments and to W. TRUMPP, G. ZANDER and T. KLESCH for their permanent and indulgent support in maintaining the treeshrews in the animal house at Stuttgart-Hohenheim University.

Zusammenfassung

Die Entwicklung der Sehschärfe bei Spitzhörnchen (Tupaia belangeri)

Die ontogenetische Entwicklung der Sehschärfe wurde an 14 jungen Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*) ab dem Zeitpunkt des Augenöffnens (16. bis 23. Tag) bis zum Verlassen des Nests (30. bis 34. Tag) mit Hilfe einer optomotorischen Trommel getestet. Der erste optokinetische Nystagmus (OKN) trat zwischen dem 1. und 5. Tag nach dem Augenöffnen auf, dabei streuten die individuellen Sehschärfewerte beträchtlich (34,5 bis 370 Bogenminuten). Bis zum Verlassen des Nests pendelten sie sich auf etwa 11 Bogenminuten ein. Es zeigte sich eine Tendenz, daß mit zunehmender Dauer des Augenöffnens (wenige Stunden bis 3 Tage) eine Verzögerung des ersten Auftretens eines OKN einhergeht. Zwischen den Geschlechtern konnte in bezug auf die Sehschärfe kein Unterschied festgestellt werden. Zusätzlich wurde die Sehschärfe zweier adulter Tupaia-Männchen in einer 2-fach-Wahlapparat bestimmt. Die ermittelte Sehschärfe lag bei 10 bzw. 8,6 Bogenminuten. Die Sehschärfewerte wurden mit denen einiger Primaten verglichen.

References

- BOOTHE, R. G.; DOBSON, V.; TELLER, D. Y. (1985): Postnatal development of vision in human and nonhuman primates. *Ann. Rev. Neurosci.* **8**, 495–545.
- CAVONIUS, C. R.; ROBBINS, D. O. (1973): Relationships between luminance and visual acuity in the Rhesus monkey. *J. Physiol.* **232**, 239–246.
- FOBES, J. L.; KING, J. E. (1982): *Primate Behavior*. New York, London: Academic Press.
- HERTENSTEIN, B.; ZIMMERMANN, E.; RAHMANN, H. (1987): Zur Reproduktion und ontogenetischen Entwicklung bei Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*). *Z. des Kölner Zoo* **30** (4) 119–133.
- KAWAMICHI, T.; KAWAMICHI, M. (1979): Spatial organization and territory of tree shrews (*Tupaia glis*). *Anim. Behav.* **28**, 381–393.
- KOLLER, S. (1969): Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt: Steinkopff Verlag.
- LUCKETT, W. P. (1980): *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree shrews*. New York: Plenum Press.
- ORDY, J. M.; SAMORAJSKI, T. (1968): Visual acuity and ERG-CFF in relation to the morphologic organization of the retina among diurnal and nocturnal primates. *Vision Res.* **8**, 1205–1225.
- RAHMANN, H. (1961): Einfluß des Pervitins auf Gedächtnisleistungen, Verhaltensweisen und einige physiologische Funktionen von Goldhamstern. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **273**, 247–263.
- (1967): Die Sehschärfe bei Wirbeltieren. *Naturwiss. Rundschau* **20**, 8–14.
- (1969): Sehschärfe. *Bild der Wissenschaft* **6**, 648–655.
- RAHMANN, H.; ESSER, M. (1965): Bestimmung der Sehschärfe (Minimum separabile) sowie Dressurverhalten des skandinavischen Berglemmings (*Lemmus lemmus* L.). *Z. Säugetierkunde* **30**, 47–53.
- RAHMANN, H.; RAHMANN, M. (1966): Sehschärfe (Minimum separabile), Dressurverhalten und vergleichende Augenlinsenmessungen beim Waldlemming (*Myopus schisticolor* Lillj.) und Berglemming (*Lemmus lemmus* L.). *Z. Säugetierkunde* **31**, 396–402.
- RAHMANN, H.; RAHMANN, M.; KING, J. A. (1968): Comparative visual acuity (Minimum separabile) in five species and subspecies of deer mice (*Peromyscus*). *Physiol. Zool.* **41**, 298–312.
- SCHÄFER, D. (1969): Untersuchungen zur Sehphysiologie des Spitzhörnchens *Tupaia glis* (Diard, 1820). *Z. vergl. Physiol.* **63**, 204–226.
- STARCK, D. (1978): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage*. Berlin: Springer Verlag, 1, pp 189.
- ZIMMERMANN, E. (1988): Aspects of reproduction, behavioural and vocal development in Senegal bushbabies (*Galago senegalensis*). *Int. J. Primatol.* (in press).

Authors' address: BIRGIT HERTENSTEIN, DR. ELKE ZIMMERMANN, Prof. Dr. H. RAHMANN, Institut für Zoologie, Universität Stuttgart-Hohenheim, Garbenstraße 30, D-7000 Stuttgart 70

Mécanismes de coexistence dans une guilde de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus domesticus* Ruddy) en Corse: Conséquences évolutives

Par L. GRANJON et G. CHEYLAN

Laboratoire d'Eco-Ethologie, Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques
du Languedoc, Montpellier, France

Reception du Ms. 02. 04. 1987

Abstract

*Mechanisms of coexistence in a guild of insular Murids (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L., and *Mus musculus domesticus* Ruddy) in Corsica: Evolutionary consequences*

Studied the guild of Murids from the mediterranean island of Corsica (*Rattus rattus*, *Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus domesticus*), in order to elucidate the relationships between its members and to propose potential evolutionary trends for them. The distribution of the three species at a regional scale is apprehended through extensive trapping throughout Corsica. The density fluctuations and the spatial distributions at a local scale are defined from a capture-recapture program in a North-Western locality of the island. Finally, the interindividual relationships between members of the three species are studied in the laboratory. Results indicate that the distribution and demography of the wood mouse is affected by the presence of the two other Murids, as are the activity patterns in captivity of both *A. sylvaticus* and *M. musculus* by the presence of *R. rattus* in captivity. Nevertheless, the coexistence of the three species is made possible by a shift of the demographic cycle of the wood mouse as well as of its habitat preference. This set of data suggests that the wood mouse, which was the first among the three species here studied to colonize Corsica, is also the one which suffers the most from interspecific interactions. This situation can lead *A. sylvaticus* to differentiate more rapidly, according to the "taxon" cycle theory of MAC ARTHUR and WILSON (1967).

Introduction

A la suite des travaux classiques de MAC ARTHUR et WILSON (1963, 1967), l'étude de la biogéographie insulaire s'est focalisée sur l'équilibre colonisations/extinctions. Pourtant, dans leur ouvrage paru en 1967, ces auteurs ont consacré un chapitre entier à l'évolution des populations insulaires («Evolutionary changes following colonization»), aspect par ailleurs largement discuté dans les ouvrages de WILLIAMSON (1981) et de BROWN et GIBSON (1983).

Constatant que les colonisateurs se recrutent essentiellement parmi les espèces habitant les milieux secondaires (milieux ouverts et instables, provenant généralement de la dégradation des milieux primaires, i.e. forestiers), MAC ARTHUR et WILSON (1967), reprenant les travaux de WILSON (1961) et de CARLQUIST (1966) sur les fourmis et les Composées du Pacifique, définissent un «taxon cycle» durant lequel l'évolution des communautés insulaires passe par trois phases:

1. colonisation des milieux secondaires par des espèces stratèges «r»;
2. pénétration des milieux forestiers par ces espèces, entraînant une perte du pouvoir de dispersion et un glissement vers une stratégie de type «K»;
3. différenciation aboutissant éventuellement à une spéciation souvent accompagnée d'une distribution relique.

Selon les cas, une recolonisation des milieux ouverts peut suivre une radiation adaptative, à moins que de nouveaux colonisateurs ne s'y soient déjà installés.

Ce schéma a été par la suite appliqué avec succès aux avifaunes des Antilles par RICKLEFS (1970) et RICKLEFS et COX (1972, 1978). Il insiste sur l'importance de la compétition interspécifique, qui repousse dans les milieux forestiers les colonisateurs primitifs, renforçant l'isolement de ces populations et leur évolution distincte (MAC ARTHUR et WILSON 1967: 157).

BROWN et GIBSON (1983) donnent plusieurs exemples empruntés aux oiseaux et aux lézards illustrant, selon eux, l'importance de la compétition interspécifique dans la distribution d'espèces insulaires.

Bien que l'importance même de la compétition ait été récemment remise en cause (CONNELL 1983; SCHOENER 1983; BRADLEY et BRADLEY 1985), les nombreux travaux réalisés sur des espèces du genre *Anolis* aux Antilles illustrent de façon pertinente la réalité de ce phénomène dans les groupes composés d'espèces affines, chez les Sauriens par exemple (PACALA et ROUGHGARDEN 1985; RUMMEL et ROUGHGARDEN 1985).

Les quelques analyses réalisées sur les communautés de Rongeurs aboutissent aux mêmes conclusions (GRANT 1970; CROWELL 1973, 1983; CROWELL et PIMM 1976; HALLET 1982; HALLET et al. 1983; DUESER et PORTER 1986), tout en mettant en évidence des différences selon les espèces étudiées. D'une façon générale, la compétition est d'autant plus intense que les espèces sont écologiquement, ou phylogéniquement, proches, ce qui confirme les prédictions du modèle théorique (MAC ARTHUR 1972).

La communauté de Rongeurs Muridés de Corse se prête bien à l'étude de ces processus évolutifs suivant la colonisation d'un milieu nouveau et des processus de compétition pouvant y être associés. Connaissant approximativement les modalités d'arrivée de ces espèces en Corse (VIGNE 1983a et b), nous avons tenté de reconstituer le schéma de mise en place puis d'évolution de la guilda formée par le rat noir (*Rattus rattus*), la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) et le mulot sylvestre, (*Apodemus sylvaticus*), à travers leur répartition actuelle dans l'île, leurs caractéristiques démographiques et spatiales au niveau d'une station, et enfin leurs relations interspécifiques en conditions de laboratoire.

Matériel et méthodes

Analyse écologique

Dans le but de connaître la répartition des trois Muridés en Corse, 22 stations de piégeage réparties sur tous les étages bioclimatiques de l'île entre 0 et 2064 m ont été échantillonnées de 1981 à 1985. La majorité de ces piégeages a été réalisée à l'aide de pièges grillagés de type Firobind. Les résultats permettent de préciser la répartition altitudinale des trois espèces de Muridés.

Par ailleurs, un quadrat de piégeage a été installé dans le vallon d'Elbo, situé dans la réserve naturelle de Scandola, au nord-ouest de la Corse (47,08 gr lat N; 6,93 gr long E). Ce quadrat comporte 94 jalons (76 en janvier 84), avec une maille de 20 mètres, l'ensemble couvrant une superficie de 3,76 ha (3,04 ha en janvier 84). Six sessions de capture ont été menées, en janvier, avril, juillet, octobre 1984, et en mars et juillet 1985. Durant ces périodes, les Rongeurs étaient piégés pendant 3 nuits successives, puis une quatrième nuit de capture, 3 jours plus tard, permettait d'estimer les densités de population grâce à l'indice de Lincoln. Deux pièges étaient installés à chaque jalon durant l'année 1984, un seul lors des deux sessions de 1985. Les pièges étaient appâtés à l'aide d'une pâte à base de farine, de sardines et d'huile d'olive, mélange qui s'est révélé attractif pour les trois espèces considérées ici. Les animaux capturés étaient marqués (amputation de phalanges ou bagues numérotées à l'oreille), sexés, pesés et leur état reproducteur était noté. Ils étaient ensuite relâchés à leur jalon de capture.

Les densités de population ont été estimées par l'indice de Lincoln, afin de faciliter les comparaisons avec la plupart des autres études (ORSINI 1982; CASSAING et CROSET 1985).

Parallèlement, un relevé de végétation a été effectué, en notant autour de chaque jalon la présence et l'abondance des espèces végétales présentes. Cinq zones ont pu alors être définies (Fig. 1). Ce sont:

Zone A: Friches à Graminées et petites Papilionacées, couvrant environ 1 ha dispersé en trois champs entourés de murs de pierres sèches. *Inula viscosa*, *Ferula communis*, *Euphorbia helioscopia* et divers *Plantago* en sont caractéristiques.

Zone B: Zones dégradées en adret sur sol rocheux, à *Cistus monspeliensis* et *Polygonum scoparium*, avec touffes de *Pistacia lentiscus*.

Zone C: Maquis (*Oleo-lentiscetum* climacique) à *Erica arborea*, *C. monspeliensis*, *P. lentiscus*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*, *Phillyrea latifolia* et *Ph. angustifolia*.

Zone D: Maquis élevé à *Arbutus unedo* et *E. arborea* avec *Ph. latifolia* et *Viburnum tinus* (hauteur du toit de la formation: 2 m)

Zone E: Ripisylve dense à *P. lentiscus* avec *Ph. latifolia* et *V. tinus*, atteignant 2 à 3 m de haut. On y observe deux espèces d'arbres caractéristiques des ripisylves méditerranéennes chaudes: *Fraxinus ornus* et *Vitex agnus castus*; cette formation comporte par ailleurs de nombreuses lianes: *Rubus fruticosus* et *ulmifolius*, *Smilax aspera*, *Tamus communis*, *Clematis flammula* et *vitalba*.

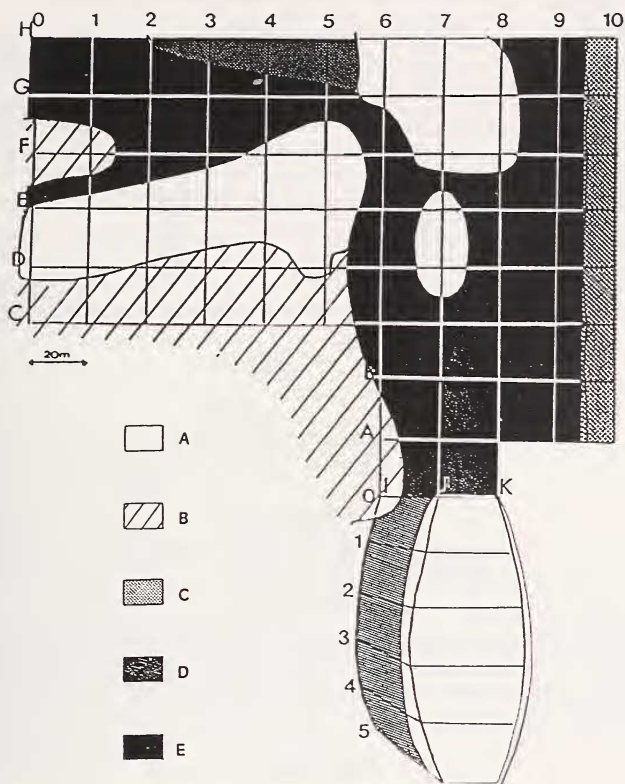


Fig. 1. Plan du quadrat de piégeage d'Elbo et des zones de végétation recensées

Les effectifs de capture de chaque espèce dans ces cinq milieux au cours des six sessions de piégeage ont permis de réaliser une analyse factorielle des correspondances afin de préciser la répartition spatio-temporelle de ces trois espèces sur le quadrat. Ensuite, la répartition de chaque espèce dans chacune de ces cinq zones a été exprimée en pourcentage du nombre total de captures de cette espèce au cours d'une période donnée. Les pourcentages de capture ainsi obtenus ont été rapportés à la surface occupée par ces zones de végétation exprimée en pourcentage de la surface totale du quadrat. Cet indice de répartition.

$$I_r = \frac{\% \text{ capture sp N dans milieu M}}{\% \text{ S occupé par M}}$$

a été calculé pour chaque espèce dans chaque milieu, d'une part lors de chacune des 6 sessions de piégeage, et d'autre part à l'aide de l'ensemble des résultats des 6 périodes réunies. Une valeur de I_r supérieure à 1 reflète donc une présence préférentielle de l'espèce dans le milieu considéré; une valeur de I_r proche de 1 signifie que l'espèce est présente dans le milieu de façon aléatoire; une valeur de I_r inférieure à 1 montre que la zone est plus ou moins délaissée par l'espèce.

Par ailleurs, les fréquences de capture des espèces dans les différentes zones de végétation ont

permis de déterminer deux paramètres importants de la niche écologique de ces espèces (BLONDEL 1979):

– L'amplitude d'habitat $AH = e^{H'}$, avec $H' = -\sum p_i \log p_i$; où p_i représente la fréquence de l'espèce dans le milieu i .

– Le barycentre $G = x_1 + 2x_2 + \dots + nx_n / \sum x$, avec x_1, x_2, x_n représentant les abondances des espèces dans les milieux ($n = 5$ ici). Ce paramètre situe le préférendum écologique des espèces dans le gradient considéré.

Analyse des interactions interspécifiques en laboratoire

Les rythmes d'activité de souris et de mulots provenant de différentes localités, la plupart insulaires, ont été enregistrés en absence et en présence de congénères et de rats noirs. Pour ce faire, les animaux sont placés dans des cages individuelles reliées à un terrarium contenant nourriture et boisson ad libitum par l'intermédiaire de tubes (fig. 2). Sur ces tubes, sont placés des cellules photo-électriques reliées à un micro-ordinateur (REQUIRAND et al. 1987) enregistrant les passages des Rongeurs, ainsi que le temps qu'ils passent dans chacun des compartiments. L'indice d'activité pris en compte est le nombre de passage des cages individuelles au terrarium. Les résultats représentent des moyennes de trois à six jours d'expérience. Trois types d'enregistrement ont été effectués:

- rythme d'une souris ou d'un mulot seul dans le dispositif.
- rythme de souris ou de mulot en présence d'un individu de la même espèce.
- rythme d'une souris ou d'un mulot en présence d'un rat noir.

Dans cette dernière configuration, le tube permettant le passage de la souris ou du mulot de sa cage au terrarium a un diamètre suffisamment petit pour que le rat noir ne l'emprunte pas.

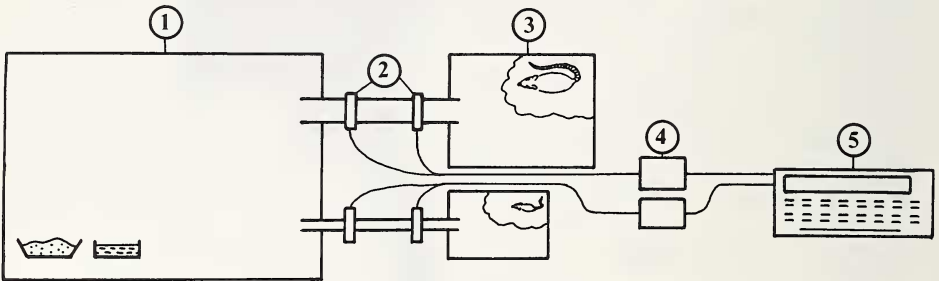


Fig. 2. Schéma du protocole expérimental d'enregistrement des rythmes d'activité de *M. musculus* et *A. sylvaticus* en présence ou absence de *R. rattus* ou d'un congénère; 1 = terrarium avec nourriture et boisson; 2 = compteurs de passage; 3 = cages individuelles; 4 = interface; 5 = micro-ordinateur enregistrant les données

Résultats

Répartition altitudinale

131 souris, 129 rats, 21 mulots et 4 lérotis (*Eliomys quercinus*) ont été capturés au cours des 4124 nuits-pièges (n.p.) réalisées dans l'ensemble de la Corse. Deux espèces montrent une répartition semblable: *R. rattus* et *M. musculus domesticus* (Fig. 3). Ces deux espèces sont particulièrement abondantes dans les zones humides littorales, où leurs fréquences sont comparables (0,058 et 0,054 ind/n.p.). Ces chiffres diminuent rapidement dans les maquis de l'étage collinéen, où le rat est près de quatre fois plus abondant que la souris, puis ces deux espèces disparaissent progressivement vers 1000 m d'altitude. La répartition de *A. sylvaticus* est inversée par rapport à celle des deux autres Muridés: le mulot est généralement rare dans l'ensemble des étages méditerranéen et supra-méditerranéen, où ses abondances varient peu. Il devient relativement fréquent (0,015 ind/n.p.) dans l'étage subalpin, où les deux espèces précédentes sont absentes. Ces résultats correspondent étroitement avec ceux obtenus, dans l'île, par LIBOIS (1984), d'après l'examen de pelotes de la chouette effraie (*Tyto alba*): la fréquence du mulot est en effet trois fois plus faible dans les pelotes recueillies en-dessous de 500 m qu'en dessus de cette altitude, alors que l'inverse est vrai pour les deux autres Muridés. En Provence continentale, l'abondance du mulot

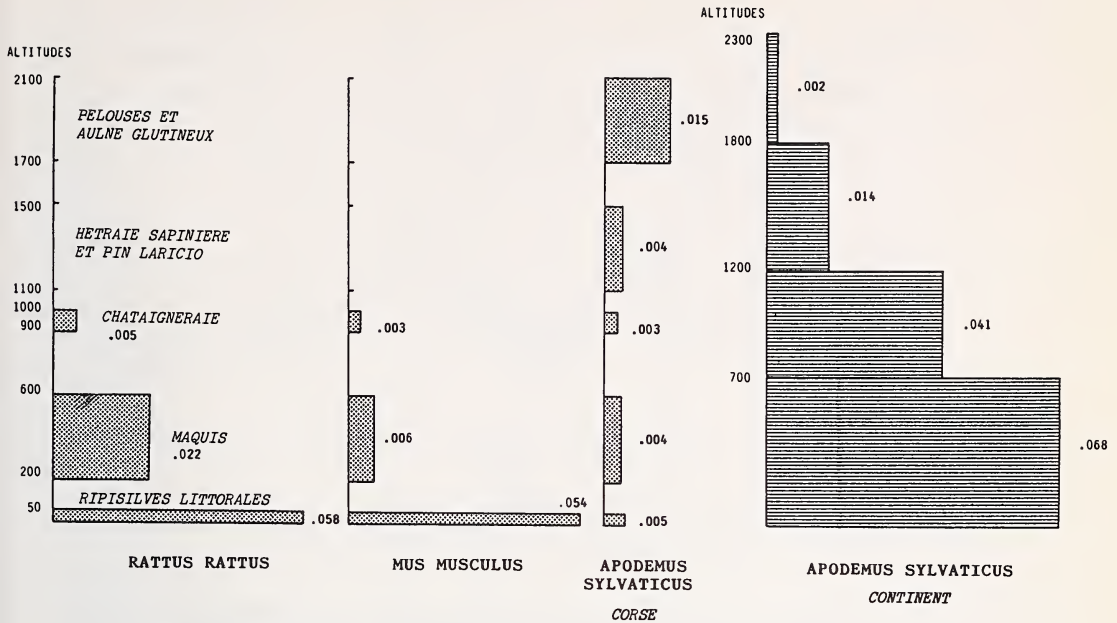


Fig. 3. Répartition altitudinale de *R. rattus*, *M. musculus* et *A. sylvaticus* en Corse, ainsi que d'*A. sylvaticus* sur le continent (d'après ORSINI 1981). Les fréquences sont exprimées en nombre de captures par nuit/piège

décroit régulièrement avec l'altitude: la densité de l'espèce est maximale dans les milieux méditerranéens (0,068 ind/n.p.) et minimale dans l'étage subalpin (0,002 ind/n.p., ORSINI 1981, cf fig. 3). La répartition altitudinale de cette espèce est donc complètement différente en Corse et sur le continent. Or, dans les milieux méditerranéens continentaux, *R. rattus* est généralement rare ou absent et n'est abondant que dans quelques secteurs chauds. On peut donc supposer que la distribution du mulot en Corse est influencée par celle du rat noir, dont la répartition est certainement dans cette île plus régulière que sur le continent, et les densités plus élevées.

Densités et variations d'abondance

Au cours des 6 sessions de piégeage réalisées sur le quadrat d'Elbo, 138 captures de rats, 175 de mulots et 338 de souris ont été enregistrées, soit respectivement 88, 84, et 140 individus différents de chaque espèce. Les densités des 3 Muridés estimées par l'indice de Lincoln à partir de ces effectifs capturés sont représentés sur la figure 4. Le cycle de la souris et celui du rat sont corrélés positivement ($r = 0,787$ $0,10 < p < 0,05$), alors que celui du mulot est corrélé négativement avec celui des deux autres espèces (avec souris $r = -0,236$; avec rat $r = -0,309$). Les chiffres obtenus varient, pour le mulot entre 1 et 12 individus par hectare, pour le rat noir entre 3 et 14 ind/ha et pour la souris entre 3 et 23 ind/ha. Par comparaison avec des données continentales obtenues dans les environs de Montpellier (Sud de la France) avec le même protocole, deux espèces apparaissent nettement plus abondantes en Corse que sur le continent (*M. musculus* et *R. rattus*), alors que les densités de l'autre (*A. sylvaticus*) y sont plus faibles: dans un milieu dunaire, les densités de souris varient de 0,5 à 7 ind/ha, alors que les densités de mulot fluctuent entre 9 et 28 ind/ha dans un milieu de garrigue (ORSINI 1982). En Camargue, les densités de rat noir ne dépassent pas 3 ind/ha (données non publiées).

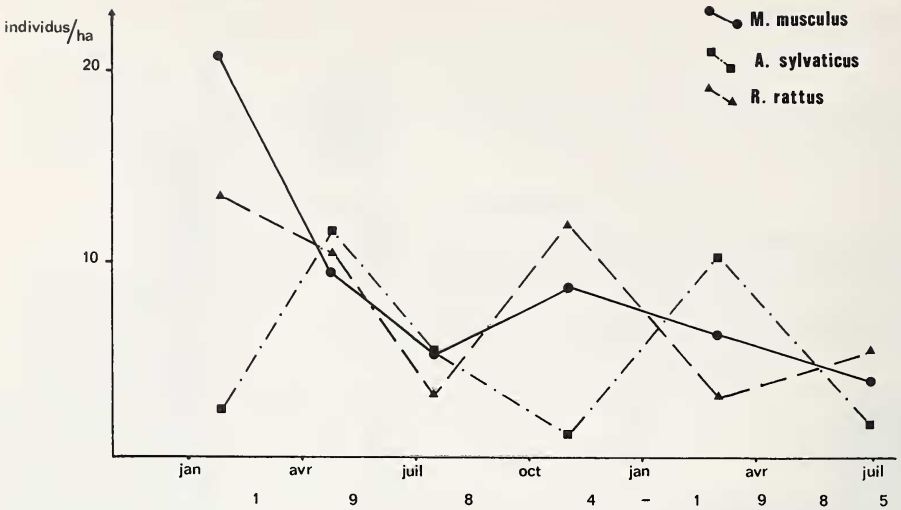


Fig. 4. Variations d'abondance de *R. rattus*, *M. musculus* et *A. sylvaticus* de janvier 1984 à juillet 1985 sur le quadrat d'Elbo (Corse). Les effectifs sont estimés par l'indice de Lincoln

Ainsi, les effectifs de rats et de souris sont-ils maximums en fin d'automne-début d'hiver, alors que ceux du mulot atteignent leur apogée au printemps. Pour cette dernière espèce, le cycle démographique réalisé en Corse est très différent de celui observé généralement sur le continent, en région méditerranéenne: 3 populations de mulots, suivies entre 1979 et 1981 dans trois biotopes continentaux différents des environs de Montpellier (France), montrent des pics de densité essentiellement hivernaux (ORSINI 1982). Dans ces trois situations, les souris (*Mus musculus domesticus* ou *Mus spretus* ou les deux) sont les seuls autres Muridés présents en effectifs comparables, le rat noir y étant absent. De même, en Camargue, en absence de compétiteur, les densités maximales de mulots sont nettement hivernales (JAMON 1986).

A l'opposé, les variations annuelles d'effectifs observées chez la souris à Elbo sont du même type que dans les populations continentales de l'espèce (ORSINI 1982; BOITANI et al. 1985; NAVAJAS 1986). Les données concernant le rat noir sur le continent montrent une grande variabilité des cycles de densité réalisés (DAVIS 1953). Dans d'autres îles méditerranéennes, les densités de cette espèce semblent en général assez fortes en hiver, en présence ou non d'autres Muridés; la saison de reproduction est de plus beaucoup plus étalée en Corse que dans les petites îles (CHEYLAN 1986), ce qui permet au rat noir de voir sa population se reconstituer plus rapidement que celle des deux autres espèces à Elbo (cf. Fig. 4), après le très sévère hiver 1984/1985.

Répartition spatiale

La figure 5 montre que la discrimination spatiale des trois espèces est globalement très nette, quelle que soit la période considérée, à part en janvier 1984 (période 1) où rat noir et mulot ont des distributions semblables.

Dans le détail, et au vu des histogrammes de la fig. 6, il apparaît que:

a. le rat noir est, à toutes les périodes à l'exception de Janvier 1984 ($Ir = 0,94$), capturé préférentiellement dans la zone E, zone de recouvrement végétal maximum ($Ir = 1,84$ à $2,10$). Ceci se retrouve donc dans le schéma global, prenant en compte toutes les sessions de capture ($Ir = 1,53$). Les autres milieux sont plus ou moins délaissés, à part le milieu C, fréquenté de façon irrégulière selon les saisons.

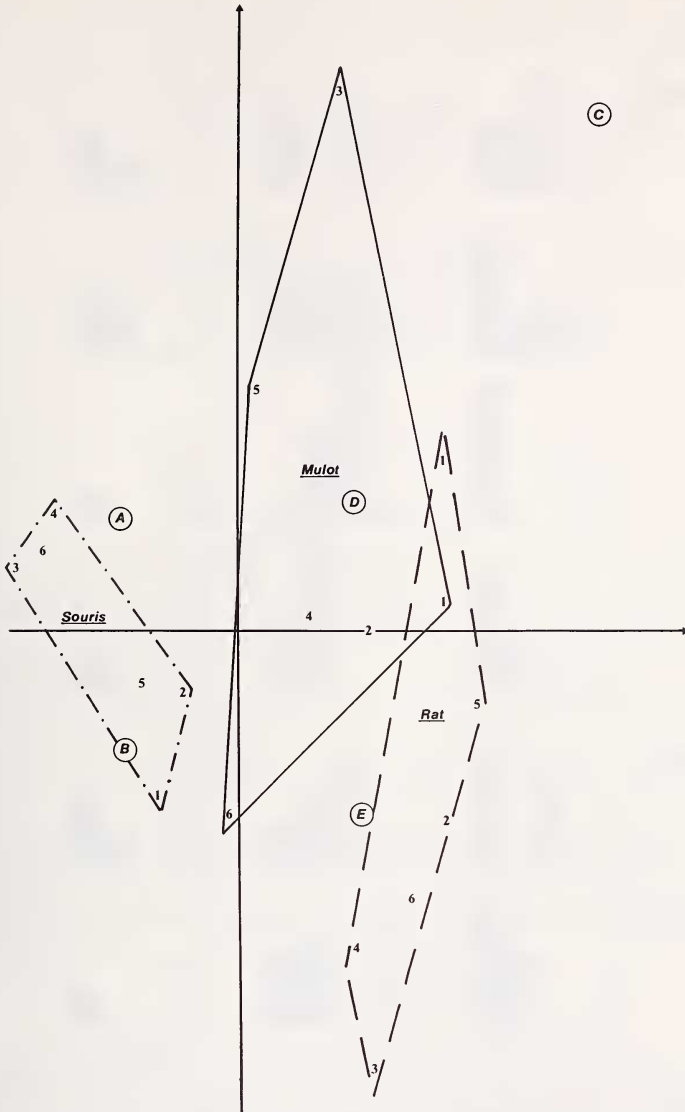


Fig. 5. Plan 1 x 2 de l'AFC réalisée à partir des nombres de captures de *R. rattus*, *M. musculus* et *A. sylvaticus* dans les 5 zones de végétation (A à E) du quadrat d'Élbo (cf Fig. 1), au cours des 6 sessions de piégeage (1 à 6)

b. la souris domestique est systématiquement ou presque sur-représentée dans les milieux A ($1,21 < Ir < 2,02$) et B ($0,74 < Ir < 1,58$), les deux milieux les plus ouverts. Elle est pratiquement absente de la zone C, très rocheuse et se retrouve dans les zones D et E mais à des effectifs assez faibles ($Ir = 0,50$ et $0,74$ respectivement, sur l'ensemble des sessions).

c. le mulot apparaît globalement bien représenté dans tous les milieux ($0,73 < Ir < 1,36$ pour les cinq zones, toutes sessions confondues), mais ceci traduit des abondances très variables dans chaque zone selon la période de capture. Ainsi, il est rencontré préférentielle-

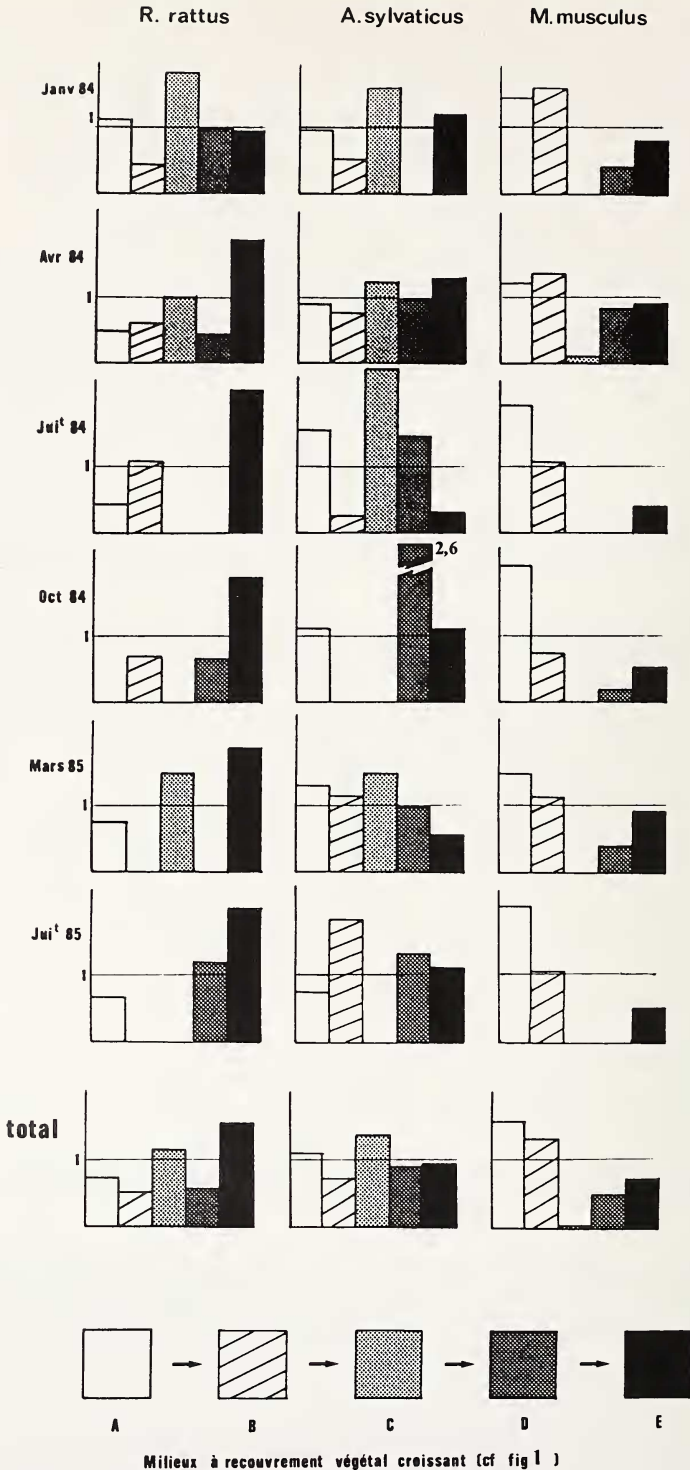


Fig. 6. Indices de répartition (Ir, cf texte) par zone de végétation, de *R. rattus*, *M. musculus* et *A. sylvaticus* sur le quadrat d'Elbo (Corse)

ment dans la zone C en janvier et juillet 1984, dans la zone D en octobre 84 et dans la zone B en juillet 85. Il paraît donc très ubiquiste, avec un léger préférendum pour les milieux à recouvrement végétal intermédiaire.

Le rat noir apparaît finalement comme l'espèce la plus forestière, avec un barycentre (G) de 3,6 (Tab. 1), alors que la souris est caractéristique des milieux ouverts (G = 2,3). Le mulot est l'espèce qui présente l'amplitude d'habitat la plus grande (AH = 4,2 contre 3,5 et 3,1 aux deux autres espèces).

Tableau 1. Amplitude (AH) et barycentre (G) d'habitat de *R. rattus*, *M. musculus* et *A. sylvaticus* sur le quadrat d'Elbo

	<i>R. rattus</i>	<i>A. sylvaticus</i>	<i>M. musculus</i>
AH	3,48	4,16	3,14
G	3,58	2,93	2,34

Rythmes d'activité en captivité

Dans tous les cas, le rythme d'activité des rats noirs testés s'est montré indépendant de la présence ou non d'un individu d'une autre espèce. Il n'est pas non plus apparu de différences entre les rythmes d'activité des souris et des mulots seuls ou avec un conspécifique. Par contre, le comportement des souris (N = 4) et mulots (N = 4) a été diversement affecté par la présence d'un rat.

En ce qui concerne la souris (Fig. 7), on observe généralement une réduction de l'activité d'un facteur 2 en présence du rat noir, et/ou, dans deux cas, un décalage de l'activité vers le matin. Ces différences sont dans deux cas significatives (test de Wilcoxon, SIEGEL 1956). Dans un cas la souris a été finalement tuée par le rat, le troisième jour de l'expérience.

Les rythmes d'activité des mulots testés ont été très perturbés par la présence du rat noir (Fig. 8): dans deux cas, on observe une diminution d'un facteur 2 et dans un cas une augmentation d'un facteur 7 de la quantité d'activité. Ces différences sont toutes significatives. Dans 3 cas sur 4, le mulot a été tué et partiellement dévoré par le rat au bout de 3 ou 4 jours d'expérience.

Discussion

Plusieurs auteurs ont insisté sur l'appauvrissement spécifique qui caractérise les peuplements insulaires (MAC ARTHUR et WILSON 1967; BLONDEL 1979, 1986; WILLIAMSON 1981; BROWN et GIBSON 1983). Cet appauvrissement est souvent compensé par l'augmentation de densité des espèces présentes, généralement bien plus abondantes dans les îles que sur le continent.

Ainsi, l'appauvrissement spécifique du peuplement mammalien de la Corse est important: par rapport à des zones homologues du continent, 62 % des espèces manquent en Corse, la communauté de Rongeurs ne comptant que 6 espèces (CHEYLAN 1984); celles-ci se répartissent en 4 Muridés (*Rattus norvegicus* plus les 3 espèces étudiées ici) et 2 Gliridés (*Glis glis* et *Eliomys quercinus*). Toutefois, les répartitions de 2 de ces espèces (*R. norvegicus* et *G. glis*) sont très ponctuelles, alors que les autres sont assez bien réparties dans la plupart des milieux de l'île (SALOTTI 1984). On peut donc s'attendre à trouver dans cette île une compensation de densité affectant ces 4 espèces.

Effectivement, on constate que les abondances du rat et de la souris sont plus élevées en Corse que dans des biotopes similaires du Midi de la France et d'Italie, alors que les

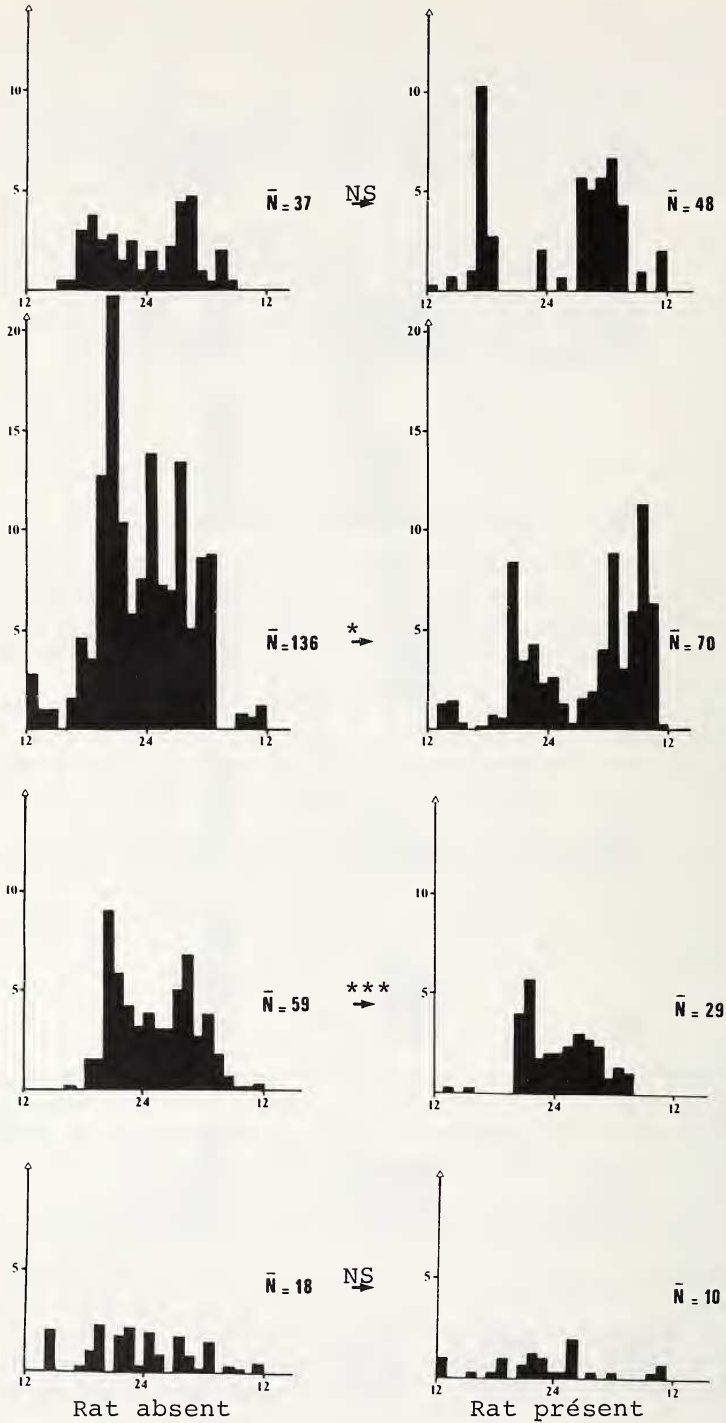


Fig. 7. Rythmes d'activité de souris (N = 4) en absence et en présence de rat noir (abscisse: heures; ordonnée = nombre de passages. Test de Wilcoxon: NS = non significatif; *p < 0,05; ***p < 0,001)

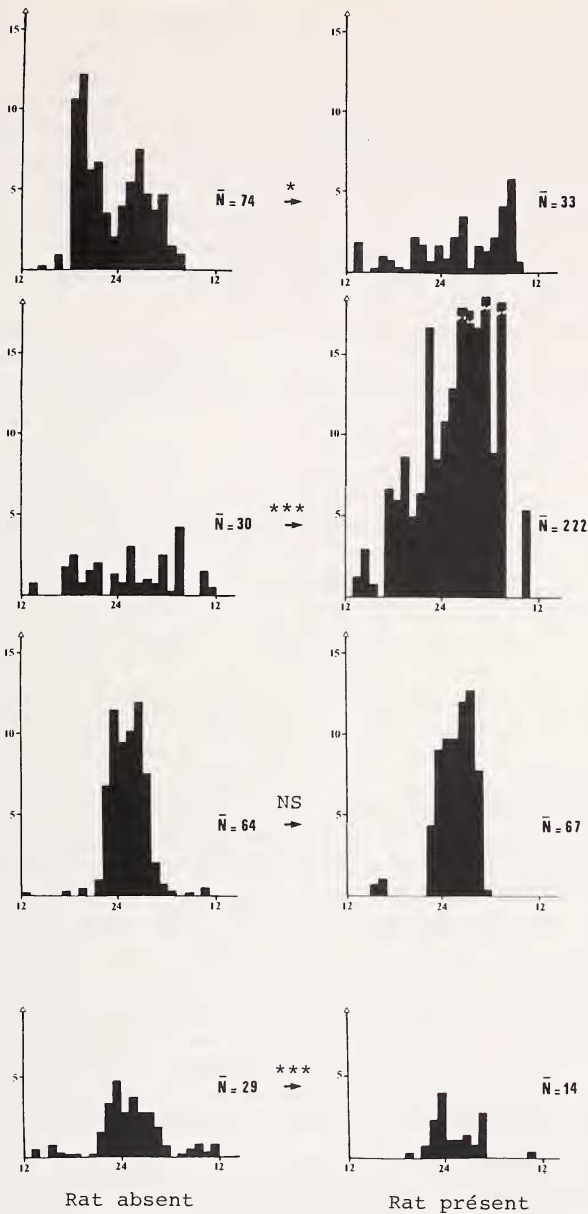


Fig. 8. Rythmes d'activité de mulots ($N = 4$) en absence et en présence de rat noir (même légende que pour la souris)

abondances du mulot sont comparables (ORSINI 1982; CASSAING et CROSET 1985; BOITANI et al. 1985; NAVAJAS 1986; CHEYLAN 1986). Ces augmentations de densités insulaires sont généralement attribuées à une diminution des pressions de prédation et de compétition interspécifique (LIDICKER 1973; TAMARIN 1977; CHEYLAN et GRANJON 1985). En l'absence d'augmentation de densité chez *A. sylvaticus*, on peut penser que les pressions de compétition interspécifique vis-à-vis de cette espèce ne se sont pas relâchées dans le secteur

d'étude, la prédation pouvant être par ailleurs considérée comme s'exerçant de la même façon sur les trois espèces, ou tout au moins sur le mulot et la souris, de taille comparable.

Le décalage temporel du cycle démographique du mulot par rapport à celui des deux autres Muridés est du même type que celui rencontré en Italie entre *M. musculus domesticus* et *A. sylvaticus* par BOITANI et al. (1985), dans un milieu littoral où vit également *R. rattus* (BOITANI, comm. pers.). Pour ces auteurs, ce mécanisme aurait pour but de réduire la compétition entre les deux espèces et aurait donc un caractère adaptatif. Dans notre cas, le même phénomène peut être invoqué, pour permettre la coexistence équilibrée des trois espèces. Le rat noir doit être le responsable du décalage du cycle démographique du mulot par rapport à ce qu'il est habituellement dans les biotopes méditerranéens continentaux où *Rattus rattus* est absent (ORSINI 1982; JAMON 1986).

Un autre mécanisme qui semble entrer en jeu pour favoriser la coexistence entre les Muridés est la ségrégation spatiale de l'habitat. En effet, les trois espèces étudiées se répartissent différemment dans le gradient de milieux défini (Fig. 5 et 6): *Mus musculus* est beaucoup plus abondante dans les milieux ouverts, ce qui confirme ce que l'on sait des habitudes écologiques de cette espèce, liée le plus souvent aux milieux à faible recouvrement arbustif et arboré (ORSINI 1982; ORSINI et al. 1982; BOITANI et al. 1985). *Rattus rattus* est quant à lui plus fréquemment capturé dans les zones boisées qui constituent son habitat préférentiel, puisqu'en région méditerranéenne continentale, il est inféodé à la forêt où il est souvent arboricole (SAINT-GIRONS 1973). Le mulot est généralement très ubiquiste, mais montre lui aussi une préférence pour les milieux assez forestiers (CORBET 1966; NIETHAMMER et KRAPP 1978). En région méditerranéenne continentale, dans un biotope hétérogène et en présence de *Mus spretus*, il apparaît également lié à un couvert végétal important: garrigue à chêne kermès (*Q. coccifera*) et taillis à chêne vert (*Q. ilex*) (ORSINI 1982). En revanche, il est assez bien réparti sur l'ensemble des milieux définis à Elbo, alors que son optimum d'habitat se rapprocherait de celui de *R. rattus*. Il semble donc que *A. sylvaticus* abandonne à Elbo les milieux les plus fermés pour se retrouver dans les milieux intermédiaires et même ouverts. Cela est possible grâce à ses capacités à vivre dans des habitats très divers ce que confirme ici sa grande amplitude d'habitat (Tab. 1), qui n'est cependant pas supérieure en Corse à ce qu'elle est sur le continent, contrairement aux deux autres Muridés (LIBOIS 1984). C'est là encore le rat noir qui semble à l'origine de la répartition observée du mulot dans la zone d'étude.

La différenciation temporelle (décalage des cycles démographiques) et spatiale (ségrégation différentielle de l'habitat) entre les trois Muridés du vallon d'Elbo, en permet sans doute une exploitation mieux équilibrée des diverses ressources. Cette différenciation de niches est attestée par les nombres assez réduits de captures de deux individus d'espèces différentes au même jalon la même nuit, par rapport aux chiffres attendus sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire des individus sur l'ensemble du quadrat à chaque session de piégeage (tab. 2): l'évitement mulot-rat est maximum alors que ce sont les deux espèces les plus susceptibles de se rencontrer, d'après leur répartition sur le quadrat (cf. Fig. 5 et 6).

Tableau 2. Nombres théorique et observé de captures au même jalon et la même nuit de 2 Muridés d'espèces différentes sur le quadrat d'Elbo ($X^2 = 27,7$; $p < 0,001$)

	Rat Mulot	Rat Souris	Mulot Souris
Nombre Théorique	11	26	33
Nombre Observé	1	13	13

Le mécanisme à l'origine de la ségrégation spatio-temporelle des trois espèces pourrait être de nature comportementale. L'influence de la présence du rat noir sur l'activité des deux autres Muridés montre que ces dernières espèces sont amenées à développer en

captivité des mécanismes d'évitement (déplacement ou réduction de l'activité) pour pouvoir cohabiter avec le rat noir. Il apparaît même dans ces conditions qu'un rat noir est capable du tuer assez rapidement un mulot ou une souris partageant son espace vital, le mulot semblant particulièrement devoir souffrir d'une telle promiscuité ce qui confirme les faits observés dans le milieu naturel, où le décalage des cycles démographiques permet cette coexistence, de même que la possibilité d'occuper des micro-habitats différents. TERMAN (1974) montre par exemple que la cohabitation de *Sigmodon hispidus* et *Microtus ochrogaster* en captivité est possible seulement si le milieu est complexifié par adjonction de fragments de papiers. Dans ce cas toutefois, les déplacements de *M. ochrogaster* sont beaucoup réduits par la présence de *S. hispidus*. De même, les déplacements du mulot en Corse sont particulièrement faibles par rapport à ce qui a été observé dans un milieu continental similaire, et avec le même protocole: (Distance Maximale de Recapture = 16 m à Elbo, 37 m vers Montpellier, Sud de la France, ORSINI 1982).

A la suite d'une étude de plusieurs guildes de micromammifères déserticoles syntopiques, HALLET (1982) et HALLET et al. (1983) proposent un mécanisme selon lequel les espèces les plus généralistes seraient également les moins bonnes compétitrices et verraient leur amplitude d'habitat se réduire lors de l'augmentation de densité des espèces plus spécialisées et meilleures compétitrices, hypothèse tout à fait cohérente avec le «taxon cycle» de MAC ARTHUR et WILSON (1967). Dans le cas de la guilde des Muridés corses, *A. sylvaticus*, l'espèce la plus généraliste, paraît effectivement être le «moins bon» compétiteur des trois espèces en présence: il est dominé nettement par le rat noir, et les expériences de confrontation avec *A. flavicollis* (HOFMEYER 1973; MONTGOMERY 1978) montrent qu'il peut également l'être par une espèce de taille comparable à la sienne.

A l'issue de cette approche des relations interpopulationnelles et interindividuelles à différentes échelles de perception, on peut tenter de préciser le schéma connu de la colonisation puis de l'établissement d'*Apodemus sylvaticus*, *Rattus rattus* et *Mus musculus* en Corse.

Au cours du Pléistocène et du tout début de l'Holocène, la communauté de Rongeurs de la Corse n'est composée que de deux espèces endémiques: *Rhagamys orthodon* (Muridé) et *Thyrrenicola henseli* (Microtidé) (VIGNE 1983a et b). Ces deux espèces persistent jusqu'à la fin du premier Millénaire BC et coexistent donc pendant 3000 ans avec *A. sylvaticus*, qui apparaît dans l'île au début du 3^{ème} Millénaire BC.

En revanche, *R. rattus* n'est signalé qu'au 6^{ème} siècle après J.C. (VIGNE et MARINGAL-VIGNE 1985), alors qu'aucun reste fossile de *Mus* n'est connu en Corse. Néanmoins, ces deux espèces pourraient avoir colonisé l'île plus tôt que ne l'indiquent les données paléontologiques actuellement disponibles, car elles sont signalées entre le Néolithique et l'époque romaine dans plusieurs îles de Méditerranée (Minorque: REUMER et SANDERS 1984; Sardaigne: SANGES et ALCOVER 1980; Malte: STORCH 1970).

Etant donné la taille de *Rhagamys* et *Thyrrenicola*, que l'on peut estimer à environ 50 g (MICHAUX, comm. pers.), il est probable que ces espèces pouvaient dominer *Apodemus* en condition de syntopie. Les restes fossiles de ces deux Rongeurs sont d'ailleurs abondants dans les gisements jusqu'à la fin du 1^{er} millénaire, alors qu'*Apodemus* n'a livré que peu de restes osseux de cette époque. La colonisation de la Corse par cette espèce aurait donc pu être assez lente. Par contre, la disparition rapide et simultanée des deux espèces endémiques est plus ou moins concomitante à l'expansion géographique de *R. rattus* en Europe (ARMITAGE et al. 1984). Parmi les différentes causes de l'extinction de *Rhagamys* et *Thyrrenicola* revues par VIGNE (1983), l'apparition dans l'île de *R. rattus* pourrait bien être la principale.

Au cours de ses 5000 ans de présence dans l'île, *Apodemus sylvaticus* a donc toujours été dominé par des espèces de taille supérieure à la sienne, espèces qui exerçaient, ou qui exercent, une pression de compétition importante sur ses populations.

Néanmoins, pour des raisons liées à leurs origines biogéographiques, il est peu probable

que *M. musculus* et *R. rattus*, espèces thermophiles, puissent coloniser à court terme les biotopes forestiers montagnards à climat froid habités par *A. sylvaticus*, *E. quercinus*, et dans une moindre mesure, *G. glis*.

A. sylvaticus est donc la seule espèce, dans la guildes des Muridés corses, pouvant habiter les milieux forestiers de moyenne altitude caractérisés par un relâchement de la compétition. Elle représente donc, dans la théorie du «taxon cycle», le meilleur candidat à une différenciation insulaire, ce qui a été vérifié par une étude biométrique portant sur 26 caractères crâniens et corporels, comparant les populations de 4 Rongeurs de la Corse et du Midi de la France: *A. sylvaticus*, *M. musculus*, *R. rattus* et *E. quercinus* (ORSINI et CHEYLAN 1983). Cette étude a révélé que la différenciation morphologique la plus poussée était atteinte par *Apodemus*, chez qui tous les caractères étudiés sont plus grands en Corse que sur le continent, alors que les trois autres espèces étudiées ne sont en général différenciées que sur des caractères de l'appareil manducateur. LIBOIS et al. (1983), dans une comparaison entre les mulots de Corse et de la Belgique obtiennent des résultats comparables. Ceci est d'autant plus significatif que le groupe *A. sylvaticus/A. flavicollis* en Europe sud-occidentale se caractérise par une grande stabilité morphologique au cours des 3 derniers millions d'années (MICHAX 1983).

Ces résultats corroborent donc les prédictions du modèle de MAC ARTHUR et WILSON (1967). La répartition très étendue mais fractionnée d'*Apodemus sylvaticus* dans l'île entraîne sans doute une réduction des flux géniques, alors que les populations de *Rattus rattus* et, dans une moindre mesure, de *Mus musculus*, limitées à la ceinture de milieux méditerranéens qui entoure les montagnes de l'île, sont soumises à des échanges géniques plus intenses qui ralentissent leur différenciation.

Remerciements

Ces recherches ont été partiellement financées par le Parc Naturel Régional de Corse, grâce à son Directeur, M. LEENHARDT, que nous tenons à remercier ici. Notre reconnaissance va également à J. C. THIBAUT, J. M. CASTA, J. M. CAILLAUD et C. H. BIANCONI pour leur appui lors des missions dans l'île, de même qu'à R. FONS, J. P. CLARA, O. POULIQUEN, M. NAVAJAS, J. C. AUFRAY, A. CLAMENS et H. GAUBERT qui ont participé au travail de terrain. P. ORSINI nous a confié ses notes de piégeage qui ont permis de préciser la répartition des espèces dans l'île. J. BLONDEL, J. CASSAING et J. MICHAX nous ont fait part de leurs remarques et nous les en remercions vivement, ainsi que H. CROSET, initiateur de ces recherches.

Résumé

La guildes des Muridés de Corse, formée du rat noir (*Rattus rattus*), du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) est étudiée à trois niveaux de perception différents: A l'échelle régionale, la répartition altitudinale du mulot est très différente de celle qu'il a sur le continent en région méditerranéenne. Au niveau stationnel, une étude sur quadrat de piégeage montre que le cycle d'abondance du mulot est décalé par rapport à celui des deux autres Muridés et par rapport à ce qu'il est sur le continent. D'autre part, les répartitions spatiales des trois espèces sont complémentaires, chacune étant préférentiellement rencontrée dans un type donné d'habitat. Enfin, les résultats de tests en captivité font apparaître une influence négative nette du rat noir sur l'activité des deux autres espèces. Cet ensemble de données suggèrent que la coexistence entre les trois espèces n'est possible que grâce à un ajustement de leurs distributions temporelle et spatiale. Par ailleurs, le mulot qui a été le premier colonisateur de la Corse parmi ces trois espèces, semble être actuellement l'espèce qui s'est le plus différenciée. La compétition avec les deux autres espèces pourrait être à l'origine de cette évolution.

Zusammenfassung

Mechanismen der Koexistenz von Insel-Muriden (Rattus rattus L., Apodemus sylvaticus L. und Mus musculus domesticus Ratty) auf Korsika: Evolutionäre Konsequenzen

Untersuchungen an den drei Muriden-Arten *Rattus rattus*, *Apodemus sylvaticus* und *Mus musculus domesticus* wurden auf Korsika (Frankreich) durchgeführt. Es ergaben sich folgende Ergebnisse: Die Höhenverteilung in der Häufigkeit des Auftretens unterscheidet sich bei *Apodemus sylvaticus* auf Korsika stark von der auf dem mediterranen Festland. Auch die jahreszeitliche Abundanz-Änderung